Tome 53, Nos 9 à 27. — Juillet 1946.

Communications faites a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Bale les 23 et 24 mars 1946
Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Basel, den 23. und 24. Marz 1946.

No 9. **N. Tinbergen**, Leiden. — Über die Struktur der Wirbeltiergemeinschaften.[1]

Unter Gemeinschaften verstehe ich hier nur Vergesellschaftungen von Individuen derselben Art und nur diejenigen Vergesellschaftungen wo zwischen den Individuen wirklich Beziehungen bestehen, so dass ein „überindividuelles Ganzes" besteht. Der Tiersoziologe beschränkt sich also mehr als der Pflanzensoziologe, der ja gewöhnlich alle Ansammlungen von Individuen schlechthin betrachtet.

Deskriptiv steht die Tiersoziologie noch im Anfang; der Formenreichtum ist ungeheuer gross, die Typen der Vergesellschaftung zahllos. Am intensivsten wurden bis jetzt Vögel und Fische untersucht; von Reptilien, Amphibien und Säugern weiss man noch verhältnismässig wenig.

Zum Auffinden der Wege zur Analyse der sozialen Struktur ist der Vergleich mit Zellgemeinschaften (vielzellige Individuen), wenn auch oft zu weit getrieben, doch heuristisch wertvoll. Dieser Vergleich zeigt uns nämlich am mehr fassbaren Fall der Struktur eines vielzelligen Körpers welche Wege die Forschung auch der Struktur eines überindividuellen Organismus zu folgen hat. Hier sind die Beziehungen zwischen den Elementen weniger sichtbar, weniger leicht konkret fassbar, und daher *(scheinbar)* nicht so fest und gesetzlich wie dort.

Organisation besteht immer aus zwei funktionellen Komponenten: Differenzierung (Arbeitsteilung) der Elemente und Zusammenarbeit zwischen diesen funktionell verschiedenen Elementen.

Die *Arbeitsteilung* ist bei Wirbeltieren nicht so weit durchgeführt wie bei manchen Wirbellosen, wo wir die Gemeinschaft in einer

[1] Auszug des an der Tagung der Schweiz. Zoolog. Gesellschaft in Basel gehaltenen Vortrages (23. März 1946).

Anzahl „Superorgane“ gegliedert sehen, in Gruppen von Individuen mit gleicher Funktion. Verteidigungsorgane wie die Soldaten von Ameisenarten oder die Wärter der Bienen; Geschlechtsorgane wie die Königin und die Drohnen der Bienen, die Geschlechtstiere der Ameisen und Termiten oder der Siphonophoren; Ernährungsorgane wie die Sammler unter den Bienenarbeiterinnen, wie die Nährtiere der Siphonophoren; Sinnes- bezw. Botschaftsorgane wie die Pioniere der Bienen usw. finden wir bei Wirbeltieren nicht. Die Individuen sind hier nicht so verschieden, sind mehr universell. Arbeitsteilung finden wir aber auch hier immer; in manchen Fällen sehr starr (durch unterschiedlichen Wachstum) festgelegt, wie der Unterschied zwischen ♂ und ♀, oft weniger starr wie der Unterschied zwischen den Despoten und die Untergeordneten, oft auch auf Altersunterschiede beruhend wie der Unterschied zwischen Jung und Alt, sehr oft auch sehr subtile, vorübergehende Unterschiede wie der zwischen dem Leiter und den Nachfolgern bei gemeinschăftlichen Lauf-, Flug- oder Schwimmbewegungen grösserer Verbände. Manchmal also werden die Unterschiede durch unumkehrbare Wachstumserscheinungen festgelegt, oft entstehen sie nur vorübergehend unter äusserer Beeinflussung. Beim Sandregenpfeifer und anderen Vögeln, wo ♂ und ♀ sich beim Brüten oder Jungenführen regelmässig ablösen, induziert der ablösende Partner in dem abzulösenden durch ein bestimmtes Verhalten das Aufstehen vom Nest.

Die Zusammenarbeit, d. h. die wechselseitige Beeinflussung der Individuen kann sehr verschiedenartig sein. Meistens wird hierunter auch der Antagonismus begriffen, wie z. B. die Territorialkämpfe und die Rangordnungskämpfe.

Die Beeinflussung ist im allgemeinen nicht unmittelbar, sondern der Initiator (der A k t o r) beeinflusst mittels bestimmter Effektoren die Sinnesorgane des R e a k t o r s. Die besonders diesen Zwecken dienenden Effektoren sind von Lorenz „Auslöser“ genannt. Die analytische Untersuchung dieser Auslöser hat unter Einfluss von Lorenz’ bahnbrechenden Arbeiten gute Fortschritte gemacht.

Auslöser arbeiten auf verschiedenen Sinnesgebieten. Bestimmte Laute, wie z. B. der Gesang von Homopteren oder Vögeln, Düfte, wie z. B. die Sexualdüfte vieler Schmetterlinge, Farben, wie das Rot eines Stichlings-♂ oder der Schnabelfleck einer Silbermöwe, Bewe-

gungen, wie die Drohbewegung der Silbermöwe oder des Stichlings, Formen, mechanische Effektoren wie das Schwanzschlagen mancher Fische, sie alle sind Auslöser, wie für die genannten und noch eine Reihe von anderen Fällen experimentell nachgewiesen worden ist.

Es ist sehr reizvoll, Auslöser vergleichend funktionell-morphologisch zu betrachten. Es fallen dann ganz bestimmte Eigenschaften als allgemein vorkommend auf, wie z. B. allgemeine Spezifizität (Unwahrscheinlichkeit), Auffallendheit (die oft mit der Forderung der Unauffallendheit gegenüber Raubfeinden in Konflikt gerät, so dass ein Kompromiss geschlossen werden muss), und möglichst grosse Einfachkeit. Die Auslöser sind alle angeboren, was im Falle von morphologischen Auslösern einleuchtend ist, im Falle von auslösend wirkenden Verhaltensweisen manchmal doch überraschend ist.

Die phylogenetische Betrachtung von Auslösern hat zur Entdeckung geführt, dass viele auslösenden Bewegungsweisen primär „ziellose" Formen des Abreagierens seitens des Reaktors sind, wie Übersprungbewegungen und Intentionsbewegungen.

Die Antworthandlungen des Reaktors sind manchmal einfache Bewegungen (Flucht, Kampf, Paarung, Nahrung abgeben bzw. annehmen), meistens aber nicht. In beiden Fällen aber sind es Stimmungsänderungen; diese resultieren manchmal in sofortige Bewegung, oft nur in Vergrösserung der Bereitschaft zum Ausführen von einer Reihe zu einem Funktionskreis (einem Instinkt) gehörigen Bewegungen. Soweit untersucht besteht im Reaktor immer eine angeborene Empfindlichkeit für die Auslöser des arteigenen Gegenspielers, was durch isolierte Aufzucht leicht zu untersuchen ist.

Der Auslöser passt nicht nur im allgemeinen bei der rezeptorischen Kapazität des Reaktors, so dass man bei visuellen Arten visuelle Auslöser findet usw., sondern es besteht eine noch viel engere Übereinstimmung zwischen Effektor des Aktors und Rezeptor des Reaktors: der Auslöser ist sozusagen ein Abbild des angeborenen auslösenden Schemas; so wie das angeborene Schema immer für ein Komplex von wenigen Merkmalen empfindlich ist, so bietet der Auslöser immer auch nur wenige Merkmale, diese aber sehr prägnant. Seitz hat beim Fisch *Astatotilapia strigigena* den sehr wichtigen Nachweis erbracht, dass die Reaktionen des ♂, die auf erlernte Reize seitens des ♀ ansprechen, nicht auf eine merkmal-

arme Reizsituation, sondern auf eine verwickelte „Komplexqualität“ ansprechen.

In denjenigen Fällen wo der Ursprung eines Auslösers, z. B. als Übersprungbewegung, erkennbar ist, fällt immer auf, dass eine gewisse Spezialisierung der Funktion, die man Ritualisierung nennt, eingetreten ist. Beobachtungen haben gezeigt, dass diese Ritualisierung, die immer in Richtung der allgemeinen Auslöser-

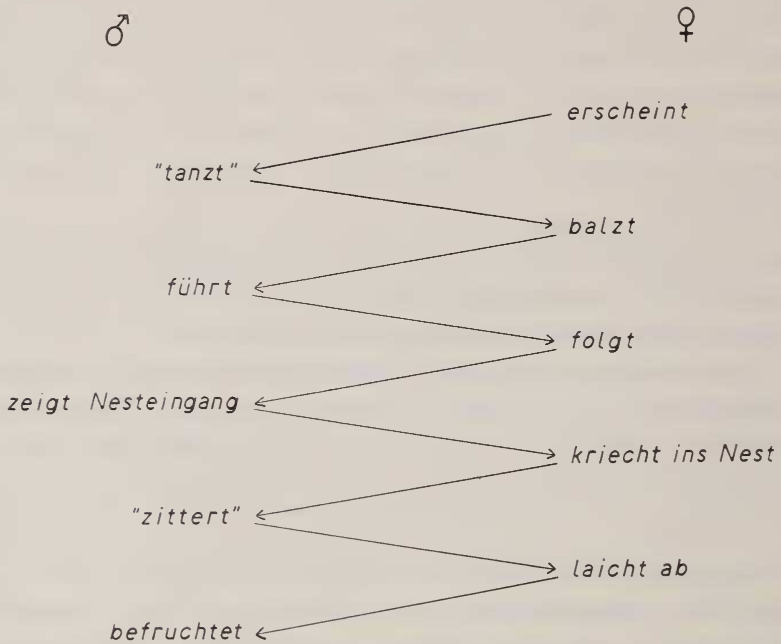


Abb. 1. — Schema des Paarungsverhaltens beim dreistachelichen Stichling.

eigenschaften der Spezifizität, Auffallendheit und Einfachkeit tendiert, arterhaltende Funktion hat.

Bis hier haben wir nur ein Einzelelement, einen Baustein der sozialen Organisation betrachtet: nämlich jedesmal einen Auslöser mit seiner Auswirkung. Wie ist nun aber die Zusammenarbeit als Ganzes aus diesen Auslöser-Reaktions-Beziehungen aufgebaut ? Also: wie kommt die Paarung zustande, wie kommen die Eier ins Nest, wie kommt der soziale Abwehr zustande usw. ?

Zwei Prinzipien sind in dieser Hinsicht mehr oder weniger untersucht worden.

1. Ketten von Auslöser-Reaktions-Beziehungen. Als Beispiel nenne ich das Paarungsverhalten des dreistachligen Stichlings, das aus neun gut analysierten Elementen besteht (Abb. 1).

Jeder Pfeil zeigt eine experimentell erwiesene kausale Beziehung an. Der Auslöser ist für jede dieser Reaktionen verschieden. So wirken rote Farbe und Zickzacktanz des ♂ als (visuelle) Auslöser für die Balz des ♀, das Zittern des ♂ wirkt als (taktiler) Auslöser des Ablaichens; die frisch gelegten Eier senden einen chemischen Auslösereiz aus, auf den das ♂ mit Besamen reagiert usw. Auch ist aus diesen Verhältnissen klar, dass jede Reaktion selbst wieder als Auslöser für eine neue Reaktion des Gegenspielers wirkt.

2. Summierung. Oft erfolgt eine Reaktion nicht nach einmaliger Darbietung des Auslösers, sondern erst nach wiederholter, übrigens gleichbleibender Reizung durch den Auslöser. Das Paarungsvorspiel des Säbelschnäblers oder der Silbermöwe, auch das obenerwähnte Zittern des Stichlings-♂ sind Beispiele. Diese Summierung ist bestimmt rein nervös. Manchmal hat wiederholte Darbietung eines Auslösers auch Einfluss auf andere Organe. Manche Beobachtungen von Marshall, Whitman und Fraser Darling deuten darauf hin, dass die Wirkung von sexuellen Auslösern bei Summierung Einfluss auf die Gonadenentwicklung haben.

Die Koordination, die durch die Beeinflussung der Individuen entsteht, gibt der Gemeinschaft ihr Ganzheitscharakter. Das Verhalten der Individuen wird also nicht nur als Ergebnis ihrer individuellen Eigenschaften betrachtet, sondern auch, ihrer Funktion nach, als Mittel zum Erreichen des Zweckes, der Instandhaltung der überindividuellen Ganzheit. Die Individuen dienen dieser Ganzheit genau so wie die Zellen dem Körper dienen, sie opfern sich auch oft der Gemeinschaft. Beispiele sind überhaupt alle auffällige Verhaltensweisen, die ja eine Gefährdung des Individuums manchen Raubfeinden gegenüber bedeuten. Weiter auch solches Benehmen wie Verteidigung der Jungen, Territorialkämpfe usw.